

杀虫剂轮用和混用对害虫种群 抗性演化的影响*

莫建初 庄佩君 唐振华

(中国科学院上海昆虫研究所, 上海 200025)

摘要 杀虫剂轮用和混用是当前害虫抗药性治理中最常采用的两种用药策略。该文用抗性模型和室内试验对轮用和混用延缓害虫抗性演化的效果及轮用最佳间隔期问题作了研究。模型模拟结果表明, 在延缓害虫抗性演化方面轮用和混用对抗性演化的影响主要取决于杀虫剂作用强度、抗性基因型个体的适合度大小和杀虫剂混用后的毒理效应类型。两种杀虫剂轮用时, 轮用间隔期以1(即两种杀虫剂隔次施用)为佳。以模型昆虫小菜蛾 *Plutella xylostella* 在室内试验结果表明, 氰戊菊酯单用(I)及与杀虫单轮用(II)和混用(1:1)(III)连续处理8代后, 抗性个体频率为0.01的小菜蛾种群其3龄幼虫对氰戊菊酯的抗性分别上升了75.87(I)、28.67(II)和58.72(III)倍, 与模型模拟结果表现出较好的一致性。据此, 作者认为抗性模型可用于预测害虫抗性演化和评价抗性治理策略。

关键词 杀虫剂轮用, 杀虫剂混用, 小菜蛾, 抗性演化

在当前害虫抗药性研究中, 人们的工作重点之一为害虫抗性治理策略的研究。其中, 对杀虫剂轮用和混用研究得最多^[1~4]。目前已明确, 在多数情况下, 两种作用机理完全不同的杀虫剂轮用和混用可在一定程度上延缓或阻止害虫种群对杀虫剂的抗性演化^[5~8]。但轮用和混用在延缓或阻止害虫抗性演化方面究竟谁优谁劣的问题以及杀虫剂轮用时的最佳轮用间隔期均有不同的看法。为此, 我们利用组建的抗性模拟模型在计算机上作了模拟研究, 并以小菜蛾 *Plutella xylostella* 为模型昆虫对部分模拟结果在室内作了验证。

1 材料和方法

1.1 模拟模型

现已确知, 害虫种群的抗药性与害虫生物学、遗传学及人类操作等多个因素的影响有关。为简化模型, 在建模时特对模型作如下假定:

- (1) 害虫的抗性由具两个等位基因(抗性基因R和敏感基因S)的单一位点控制;
- (2) 害虫种群不具重叠世代, 其个体生命周期可分为若干个阶段, 应用杀虫剂防治时, 一个世代只针对某一阶段用药一次;
- (3) 害虫的种群很大, 且种群个体间无交配隔离即各种基因型个体间可自由交配, 其后

* 国家“八五”攻关项目和中国科学院重点资助项目的一部分
1997-07-28 收稿, 1998-04-14 收修改稿

代的性比为 1:1;

(4) 害虫种群的雌雄两性个体均为二倍体, 且抗性基因频率在两性中相等, 抗性表达在两性个体间无差异。

根据以上假定条件, 构建了作用机理完全不同的两种杀虫剂 A、B 作用下害虫种群数量增长模型和抗性基因频率动态变化递推模型。模型为:

$$N_{l+1} = N_{\Lambda\Lambda BB\ l+1} + N_{\Lambda a BB\ l+1} + N_{aa BB\ l+1} + N_{\Lambda\Lambda Bb\ l+1} + N_{\Lambda a Bb\ l+1} + N_{aa Bb\ l+1} + N_{\Lambda\Lambda bb\ l+1} + N_{\Lambda a bb\ l+1} + N_{aa bb\ l+1} = \{ (1-q_c)[b_n h_1 + (1-b_n)W_1]p_a^2 p_b^2 N_l (1-d_e)(1-d_c) + h_1 i_a^2 i_b^2 M_i \} \exp[r_{\Lambda\Lambda BB}(1-M_l/K)] + \{ 2(1-q_c)[b_n h_2 + (1-b_n)W_2]p_{ai} q_{ai} p_b^2 N_l (1-d_e)(1-d_c) + 2h_2 i_a (1-i_a) i_b^2 M_i \} \exp[r_{\Lambda a BB}(1-M_l/K)] + \{ (1-q_c)[b_n h_3 + (1-b_n)W_3]q_a^2 p_b^2 N_l (1-d_e)(1-d_c) + h_3 (1-i_a)^2 i_b^2 M_i \} \exp[r_{aa BB}(1-M_l/K)] + \{ 2(1-q_c)[b_n h_4 + (1-b_n)W_4]p_a^2 p_b^2 q_{bi} N_l (1-d_e)(1-d_c) + 2h_4 i_a^2 i_b (1-i_b) M_i \} \exp[r_{\Lambda\Lambda Bb}(1-M_l/K)] + \{ 4(1-q_c)[b_n h_5 + (1-b_n)W_5]p_{ai} q_{ai} p_b q_{bi} N_l (1-d_e)(1-d_c) + 4h_5 i_a (1-i_b) i_b (1-i_b) M_i \} \exp[r_{\Lambda a Bb}(1-M_l/K)] + \{ 2(1-q_c)[b_n h_6 + (1-b_n)W_6]q_a^2 p_b q_{bi} N_l (1-d_e)(1-d_c) + 2h_6 (1-i_a)^2 i_b (1-i_b) M_i \} \exp[r_{aa Bb}(1-M_l/K)] + \{ (1-q_c)[b_n h_7 + (1-b_n)W_7]p_a^2 q_b^2 N_l (1-d_e)(1-d_c) + h_7 i_a^2 (1-i_b)^2 M_i \} \exp[r_{\Lambda\Lambda bb}(1-M_l/K)] + \{ 2(1-q_c)[b_n h_8 + (1-b_n)W_8]p_{ai} q_{ai} q_b^2 N_l (1-d_e)(1-d_c) + 2h_8 i_a (1-i_a)(1-i_b)^2 M_i \} \exp[r_{\Lambda a bb}(1-M_l/K)] + \{ (1-q_c)[b_n + (1-b_n)W_9]q_a^2 q_b^2 N_l (1-d_e)(1-d_c) + (1-i_a)^2 (1-i_b)^2 M_i \} \exp[r_{aa bb}(1-M_l/K)]$$

$$M_m = [b_n h_1 + (1-b_n)W_1]p_a^2 p_b^2 + 2[b_n h_2 + (1-b_n)W_2]p_{ai} q_{ai} p_b^2 + [b_n h_3 + (1-b_n)W_3]q_a^2 p_b^2 + 2[b_n h_4 + (1-b_n)W_4]p_a^2 p_b q_{bi} + 4[b_n h_5 + (1-b_n)W_5]p_{ai} q_{ai} p_b q_{bi} + 2[b_n h_6 + (1-b_n)W_6]q_a^2 p_b q_{bi} + [b_n h_7 + (1-b_n)W_7]p_a^2 q_b^2 + 2[b_n h_8 + (1-b_n)W_8]p_{ai} q_{ai} q_b^2 + [b_n + (1-b_n)W_9]q_a^2 q_b^2$$

$$M_i = M_m N_l (1-d_e)(1-d_c) q_r; \quad N_a = M_m N_l (1-d_e)(1-d_c) q_c;$$

$$M_l = M_m N_l (1-d_e)(1-d_c) - N_a + M_i [h_1 i_a^2 i_b^2 + 2h_2 i_a (1-i_a) i_b^2 + h_3 (1-i_a)^2 i_b^2 + 2h_4 i_a^2 i_b (1-i_b) + 4h_5 i_a (1-i_a) i_b (1-i_b) + 2h_6 (1-i_a)^2 i_b (1-i_b) + h_7 i_a^2 (1-i_b)^2 + 2h_8 i_a (1-i_a)(1-i_b)^2 + (1-i_a)^2 (1-i_b)^2]$$

$$p_{ai\ l+1} = \frac{2(N_{\Lambda\Lambda BB\ l+1} + N_{\Lambda a BB\ l+1} + N_{aa BB\ l+1}) + N_{\Lambda\Lambda Bb\ l+1} + N_{\Lambda a Bb\ l+1} + N_{aa Bb\ l+1}}{2N_{l+1}}$$

$$p_{bi\ l+1} = \frac{2(N_{\Lambda\Lambda BB\ l+1} + N_{\Lambda a BB\ l+1} + N_{aa BB\ l+1}) + N_{\Lambda\Lambda Bb\ l+1} + N_{\Lambda a Bb\ l+1} + N_{aa Bb\ l+1}}{2N_{l+1}}$$

式中: N_l 和 N_{l+1} 分别是害虫种群在第 l 和 $l+1$ 世代时的个体数量; K 为环境容量; $N_{\Lambda\Lambda BB\ l+1}$ 、 $N_{\Lambda a BB\ l+1}$ 、 \cdots 、 $N_{aa bb\ l+1}$ 分别为第 $l+1$ 世代时害虫种群中 AABB、AaBB、 \cdots 、aabb 各基因型个体的数量; p_{ai} 、 p_{bi} 和 $p_{ai\ l+1}$ 、 $p_{bi\ l+1}$ 分别为第 l 和 $l+1$ 世代时害虫种群中抗杀虫剂 A 和 B 的基因的频率, q_{ai} 和 q_{bi} 分别为第 l 世代时害虫种群中对杀虫剂 A 和 B 敏感的基因的频率, 且 $p_{ai} + q_{ai} = 1$ 和 $p_{bi} + q_{bi} = 1$; h_1 、 h_2 、 \cdots 、 h_8 分别为害虫种群中 AABB、AaBB、 \cdots 、aabb 个体在无杀虫剂作用时相对于 aabb 个体的适合度; W_1 、 W_2 、 \cdots 、 W_9 分别代表害虫种群中 AABB、AaBB、 \cdots 、aabb 个体在杀虫剂作用下的存活率, 无杀虫剂作用时即为各基因型个体的适合度。害虫种群是否用药防治取决于其种群密度是否达到经济阈值;

r_{AABB} 、 r_{AaBB} 、…… r_{aabb} 分别为害虫种群中 $AABB$ 、 $AaBB$ 、…… $aabb$ 个体的内禀增长率; q_c 和 N_a 分别为处理区害虫种群迁出个体占种群所有个体的比例及绝对迁出量; q_r 和 M_i 分别为迁入个体占处理区原有种群个体总数的比例及绝对迁入量; b_n 为杀虫剂作用下处理区害虫种群个体逃避受药(即“避难”)的比例; d_e 和 d_c 分别为害虫种群被天敌和农业栽培措施致死的比例; i_a 和 i_b 分别为迁入个体迁入处理区前所在种群对杀虫剂 A 和 B 的抗性基因频率。

1.2 用于系统模拟的基本参数

假定害虫种群中各基因型个体的内禀增长率分别为: $r_{AABB} = 1.65$ 、 $r_{AaBB} = 1.68$ 、 $r_{aaBB} = 1.70$ 、 $r_{AABb} = 1.68$ 、 $r_{AaBb} = 1.69$ 、 $r_{aaBb} = 1.72$ 、 $r_{AAbb} = 1.70$ 、 $r_{Aabb} = 1.72$ 和 $r_{aabb} = 1.75$ 。各抗性基因型个体的适合度: (1) 完全无劣势, 即 $h_1 = h_2 = h_3 = h_4 = h_5 = h_6 = h_7 = h_8 = 1$ 。(2) 有中等劣势, 即 $h_1 = 0.65$ 、 $h_2 = 0.68$ 、 $h_3 = 0.72$ 、 $h_4 = 0.68$ 、 $h_5 = 0.70$ 、 $h_6 = 0.75$ 、 $h_7 = 0.72$ 和 $h_8 = 0.75$ 。种群个体在杀虫剂 A 或 B 作用下具有: (1) 高死亡率。此时, 令种群中抗杀虫剂 A 或 B 的纯合子、杂合子和敏感纯合子个体的存活率(即 a_1 , a_2 , a_3 和 b_1 , b_2 , b_3) 分别为 0.95、0.2 和 0.05。(2) 较高死亡率。此时, 令三者的存活率分别为 0.95、0.3 和 0.15。(3) 中等死亡率。此时, 令三者的存活率依次为 0.95、0.5 和 0.3。害虫种群的起始数量为 200, 环境容量为 1 000 000, 起始抗性基因频率为 0.0001, 经济阈值为 300, 天敌致死率 $d_e = 0.1$, 栽培措施致死率 $d_c = 0.2$, 受药种群个体“避难”率 $b_n = 0.15$, 种群个体迁入率 $q_r = 0.15$, 种群个体迁出率 $q_c = 0.15$, 迁入个体抗性基因频率 $i_a = i_b = 0.001$ 。

1.3 模拟结果的试验验证方法

1.3.1 小菜蛾“合成群体”的建立: 采用点滴法, 按 LD_{99} 剂量 ($156.5 \mu\text{g}/\text{虫}$) 将氰戊菊酯丙酮液点滴于抗性品系小菜蛾 4 龄幼虫(体重约 $2 \sim 3 \text{mg}/\text{虫}$) 前胸背板, 每虫 $0.3 \mu\text{L}$, 共点滴处理幼虫 2 385 头。幼虫点滴处理后放在干净的罐头瓶内用新鲜卷心菜叶饲养, 24 h 后共存活幼虫 25 头。将存活幼虫继续用新鲜卷心菜叶饲养, 结果得抗性纯合子蛹 16 个 ($6\sigma 10\phi$)。在其羽化后未交配前, 将其中的 6 只 ($3\sigma 3\phi$) 放入装有 594 只 ($297\sigma 297\phi$) 敏感品系蛾子的养虫笼内, 让它们自由交配, 雌蛾产卵得抗性基因频率为 0.01 的小菜蛾“合成群体” F_1 代。让 F_1 代个体自交, 得 F_2 代幼虫(亲本)供筛选试验用。

1.3.2 抗性选育方法: 将得到的亲本幼虫分成两份, 按氰戊菊酯与杀虫单轮用 (I) 和混用 (II) 两种方式分别用药剂进行逐代筛选。筛选前用 3 龄幼虫进行生测, 并根据生测结果确定用于筛选的 LC_{60} 值。筛选时, 每代用药剂处理一定数量的 3 龄幼虫(处理方法同生测), 24 h 后将存活者取出继续饲养繁殖。氰戊菊酯与杀虫单轮用的方式是先用氰戊菊酯处理两代, 然后换用杀虫单处理两代, 之后再按此顺序每隔两代交换处理。氰戊菊酯与杀虫单的混合比例为 1:1 (体积比, 按各自 LC_{60} 的浓度进行混合)。

1.3.3 生物测定: 生物测定采用浸渍法进行。测定时, 将干净的卷心菜叶分别置于不同浓度的杀虫剂水溶液中浸渍 5 s, 取出晾干。然后将 3 龄小菜蛾幼虫置于叶片上, 24 h 后检查死亡率。每种杀虫剂各设 6 个浓度, 每种浓度测试 30 头幼虫, 以针触无反应为死亡。试验结果用根据 Finney 机率值分析法编制的程序在计算机上进行统计分析, 求出 LC_{50} 、回归方程和

LC₅₀ 的 95% 置信限等, 详细方法见唐振华^[2]。

2 结果与分析

2.1 模型模拟

2.1.1 不同杀虫剂作用强度下, 轮用和混用对害虫种群抗性演化的影响: 模拟结果如表 1 所示。表 1 表明, 随害虫种群不同抗性基因型个体的适合度及杀虫剂作用强度的不同, 各用药策略下, 害虫种群的抗性演化呈现出不同的表现形式。

表 1 轮用和混用条件下, 杀虫剂作用强度不同时害虫种群的 NG₅₀ 和 NT₅₀ 值
Table 1 NG₅₀ and NT₅₀ values under rotation and mixture at different selection pressures

杀虫剂作用强度 Selection pressure	I* *						II* *					
	A	B	C	D	E	F	A	B	C	D	E	F
NG ₅₀ * 轮用 ^①	24	18	16	29	28	40	32	24	18	32	30	40
增效混用 ^②	24	18	16	29	24	27	45	29	23	55	35	32
联合混用 ^③	18	22	23	26	28	36	23	27	24	27	29	37
NT ₅₀ * 轮用 ^①	15	13	13	27	27	39	19	17	15	29	29	39
增效混用 ^②	8	7	7	14	14	20	14	11	10	26	20	24
联合混用 ^③	11	17	22	24	27	35	14	21	24	25	28	36

* NG₅₀ 和 NT₅₀ 是指杀虫剂作用下害虫种群中某一抗性基因其频率上升到 0.50 所需的世代数和施药次数 (NG₅₀ and NT₅₀: The necessary generations and times of application of insecticides for increase of R gene frequency to 0.5, respectively), 以下同 (same hereafter)

* * I 指抗性基因型个体无适合度劣势 (I: no fitness disadvantage for individuals of resistant genotype); II 指抗性基因型个体有中等适合度劣势 (II: medium fitness disadvantage for individuals of resistant genotype); ①rotation, ②mixture with synergist, ③mixture with insecticides

A 指 $a_1 = b_1 = 0.95$, $a_2 = b_2 = 0.20$, $a_3 = b_3 = 0.05$; B 指 $a_1 = 0.95$, $a_2 = 0.20$, $a_3 = 0.05$; $b_1 = 0.95$, $b_2 = 0.30$, $b_3 = 0.15$; C 指 $a_1 = 0.95$, $a_2 = 0.20$, $a_3 = 0.05$; $b_1 = 0.95$, $b_2 = 0.50$, $b_3 = 0.30$; D 指 $a_1 = b_1 = 0.95$, $a_2 = b_2 = 0.30$, $a_3 = b_3 = 0.15$; E 指 $a_1 = 0.95$, $a_2 = 0.30$, $a_3 = 0.15$; $b_1 = 0.95$, $b_2 = 0.50$, $b_3 = 0.30$; F 指 $a_1 = b_1 = 0.95$, $a_2 = b_2 = 0.50$, $a_3 = b_3 = 0.30$

当两种杀虫剂采用轮用 (轮用间隔期为 1) 的方式施用, 各抗性基因型个体无论是否具有适合度劣势, 在不同强度的杀虫剂作用下, 害虫种群的抗性演化均具有相同的变化规律。即当 A、B 两种杀虫剂的作用强度相同时, 随着作用强度的降低, 害虫种群的抗性演化速度越慢; 当 A、B 两种杀虫剂的作用强度不同时, 两种杀虫剂之间的作用强度差异越大, 害虫种群的抗性演化速度越快。

两种药剂混用的毒理效应为联合时, 若两种药剂的作用强度相等, 则无论抗性基因型个体是否具有适合度劣势, 害虫种群的抗性演化速度均随杀虫剂作用强度的降低而减慢; 若两种杀虫剂的作用强度不相等, 则杀虫剂作用强度对害虫种群抗性演化的影响程度随抗性基因型个体适合度劣势及参与混用的两种药剂的作用强度的差异程度而变化。两种药剂混用的毒理效应为增效时, 若两种药剂的作用强度相等, 则在抗性基因型个体具适合度劣势的情况下,

害虫种群抗性演化的速度是中等作用强度>高作用强度>较高作用强度;在抗性基因型个体不具适合度劣势的情况下,其顺序为高作用强度>中等作用强度>较高作用强度。若两种药剂的作用强度不相等,则无论抗性基因型个体是否具有适合度劣势,参与混用的两种杀虫剂的作用强度差异越大,害虫种群的抗性演化速度越快。

表1还表明,当抗性基因型个体无适合度劣势时,若两种杀虫剂的作用强度相等,在高、较高杀虫剂作用强度下,害虫的抗性演化速度表现出轮用=增效混用<联合混用的趋势;在中等杀虫剂作用强度下,则表现出轮用<联合混用<增效混用的趋势。若两种杀虫剂的作用强度不等,害虫的抗性演化速度则表现为联合混用≤轮用≤增效混用的趋势。当抗性基因型个体有中等适合度劣势时,若两种杀虫剂的作用强度相等,在高、较高杀虫剂作用强度下,害虫的抗性演化速度快慢表现为增效混用<轮用<联合混用;在中等杀虫剂作用强度下,则表现为轮用<联合混用<增效混用。若两种杀虫剂的作用强度不等,当其中一种为高作用强度而另一种为较高作用强度时,害虫种群的抗性演化速度表现为增效混用<联合混用<轮用;当一种为高作用强度而另一种为中等作用强度时,其表现为联合混用<增效混用<轮用。当一种为较高作用强度而另一种为中等作用强度时,则其表现为增效混用<轮用<联合混用。以上结果表明,在延缓害虫抗性演化的效果上,轮用与混用的优劣,不仅与杀虫剂的作用强度有关,而且种群内抗性基因型个体的适合度大小及两种杀虫剂混用后的毒理效应类型对其也有重要影响。由此说明,在害虫抗性治理策略的评估中,杀虫剂轮用与混用究竟谁优谁劣的问题并不是简单地比较一下两种用药策略的一、二次试验结果就能解决的。这也许正是目前在这方面问题上得出诸如“轮用优于混用”和“混用优于轮用”这类彼此矛盾的结论的主要原因。因为在得出这类结论的研究中,人们并没有考虑杀虫剂的作用强度、混用毒理效应和抗性基因型个体适合度等这几个具有重要影响的因素。

2.1.2 不同条件下,两种杀虫剂轮用时最佳轮用间隔期的确定:杀虫剂轮用是当前害虫抗性治理策略中应用最为广泛的策略之一。研究表明,在许多情况下,它的确能延缓害虫种群的抗性演化。然而,在实际工作中,人们采用这种用药策略施药防治害虫时,由于缺乏可靠的理论依据,在确定轮用间隔期时往往随意性很大,有的隔代轮用,还有的隔两代或三代轮用。本文利用抗性模型对不同条件下轮用间隔期不同时害虫种群的抗性演化情况作了模拟,结果如表2所示。表2表明,不论害虫种群条件、杀虫剂作用强度及影响因子如何,就延缓抗性演化而言,两种杀虫剂轮用均以隔次轮用的延缓效果最好。说明生产上采用两种杀虫剂轮用的方式防治害虫时,为达到最佳的延缓抗性演化效果,轮用间隔期以1(即两种杀虫剂隔次施用)为佳。

2.2 模拟结果的试验验证

验证试验和计算机模拟的结果见表3至表6。由表3至表5可知,抗性个体频率为0.01的小菜蛾种群,其3龄幼虫在以 LC_{60} 剂量的氰戊菊酯与杀虫单轮用(Ⅱ)和混用(Ⅲ)进行逐代处理8代后,小菜蛾3龄幼虫对氰戊菊酯的抗性水平分别上升了28.67(Ⅱ)和58.72(Ⅲ)倍,均比氰戊菊酯单独连用时(抗性倍数为75.87倍)的要低。同时,由于氰戊菊酯与杀虫单混用(1:1)无增效作用且二者的残效期不等,因此,它们混用时,小菜蛾种群对氰戊菊酯的抗性演化情况与氰戊菊酯单用时的差不多,比轮用时的要快;对杀虫单的抗性(表6)

表 2 各影响因子作用下, 杀虫剂轮用间隔期不同时害虫种群的 NG_{50} 值
Table 2 NG_{50} values in intervals of rotation under different effective factors

类型 Type	影响因子 Effective factors	轮用间隔期 (每种杀虫剂连用的次数) Intervals of insecticide-rotation (times of application)						
		1	2	3	4	5	6	7
I	A	32	30	32	30	25	27	28
	B	37	37	35	32	27	29	31
	C	44	42	40	37	29	32	35
	D	122	119	118	116	114	112	105
	E	50	47	42	42	39	43	31
	F	81	77	75	72	59	67	57
	G	36	34	32	31	30	26	29
	H	52	52	49	46	41	39	33
	I	52	52	51	41	47	35	39
	J	130	129	119	113	104	100	90
	K	74	73	67	65	56	53	39
II		32	32	30	27	29	30	31
III		48	44	44	44	40	30	32
IV		97	97	90	83	80	69	49

注: I 指害虫种群受杀虫剂高强度作用且抗性基因型个体具中等适合度劣势和内禀增长率劣势 (I: under high selection pressure, medium fitness disadvantage and disadvantage of the intrinsic rate); II 指其余条件与 I 同, 但杀虫剂作用强度为中等 (II: under medium selection pressure, all other factors are similar to I); III 指其余条件与 I 同, 但抗性基因型个体的适合度值不同, 其值依次为 0.50, 0.52, 0.56, 0.52, 0.55, 0.60, 0.58, 0.60 (III: under fitness values different for RS and RR, the values are 0.50, 0.52, 0.56, 0.52, 0.55, 0.60, 0.58, 0.60; all other factors are similar to I); IV 指其余条件与 I 同, 但各基因型个体的内禀增长率不同, 其值依次为 1.10, 1.15, 1.18, 1.15, 1.17, 1.20, 1.18, 1.20, 1.25 (IV: intrinsic rate different for RS and RR, the values are 1.10, 1.15, 1.18, 1.15, 1.17, 1.20, 1.18, 1.20, 1.25; all other factors are similar to I)

A: 仅杀虫剂 (only insecticide); B: 杀虫剂和天敌昆虫 (insecticide and insect natural enemies); C: 杀虫剂和栽培措施 (insecticide and cultural methods); D: 杀虫剂和受药种群个体“避难” (insecticide treated and “refuge”); E: 杀虫剂和敏感纯合子种群个体迁入 (insecticide and immigration of SS individuals); F: 杀虫剂和敏感纯合子种群个体迁入及受药种群残存个体迁出 (insecticide, immigration of SS individuals and emigration from area treated); G: 杀虫剂和具一定抗性基因频率的种群个体迁入 (insecticide and immigrant individuals with R gene at a given frequency); H: 杀虫剂和具一定抗性基因频率的种群个体迁入及受药种群残存个体迁出 (insecticide, immigrant individuals with R gene and emigration form area treated) I: 杀虫剂和天敌昆虫及栽培措施 (insecticide, insect natural enemies and cultural methods); J: 杀虫剂和天敌昆虫、栽培措施及敏感纯合子个体迁入 (insecticide, insect natural enemies, cultural method and immigrant SS individuals); K: 杀虫剂和天敌昆虫、栽培措施及具一定抗性基因频率的种群个体迁入 (insecticide, natural enemies, cultural methods, immigrant with R gene at a given frequency)

在二者轮用和混用时则基本相同。这些结果表明, 采用轮用和混用策略施用杀虫剂治理害虫的抗药性时要考虑所用杀虫剂的残效期及其混用后的毒理效应类型。试验生测结果与模型模拟结果比较表明, 模型模拟结果与试验生测结果间具有较好的一致性。

3 讨论

(1) 有的学者认为, 混用比轮用更能延缓害虫对药剂的抗性演化^[9]。也有的学者认为, 如果所用杀虫剂间无交互抗性、害虫对药剂的抗性均为隐性遗传、抗性等位基因的起始频率低, 轮用的抗性延缓效果比混用的要好^[7]。还有的学者认为, 轮用和混用在延缓害虫抗性演化方面两者无显著差异^[8]。李松岗等^[4]的研究结果显示, 在抗性基因起始频率不高且敏感个体迁入量较大的情况下, 合理混用(实际是混用与轮用的综合, 即第一次混用 A、B 药剂, 第二次混用 C、D 药剂, 且混用时两种药剂剂量均不减少。)延缓害虫抗性演化的效果比轮用

表 3 氰戊菊酯连用时小菜蛾 3 龄幼虫对氰戊菊酯敏感度的变化
Table 3 Change of susceptibility of 3rd instar larvae to fenvalerate under successive selection with fenvalerate

世代 Generation	LC ₅₀ (mg/L)	回归方程 Regression equation $y = a + bx$	LC ₅₀ 的 95% 置信限 95% CL of LC ₅₀ (mg/L)	抗性倍数 Resistant Ratio*	
				实测 Tested	计算机模拟 Computer modeling
亲本	184.57	6.8685 + 1.0777X	97.03~351.08	1.00	1.0
F2	1 437.29	6.2360 + 1.4672X	1 031.18~2 003.34	7.79	5.7
F3	2 975.04	5.6786 + 1.2889X	2 076.44~4 262.51	16.12	12.1
F4	3 418.80	5.7127 + 1.5289X	2 466.41~4 738.94	18.52	22.6
F5	3 866.24	5.5747 + 1.3924X	2 740.18~5 455.05	20.95	35.3
F7	10 403.18	4.9759 + 1.4149X	7 468.19~14 491.62	56.36	56.6
F8	14 003.74	4.8239 + 1.2042X	9 438.21~20 777.40	75.87	63.8

* 抗性倍数 = 处理后各代幼虫的 LC₅₀ 值 / 亲本幼虫的 LC₅₀ 值 (Resistant ratio = LC₅₀ for treated generation / LC₅₀ for parents), 以下同 (same hereafter)

表 4 氰戊菊酯与杀虫单轮用时小菜蛾 3 龄幼虫对氰戊菊酯敏感度的变化
Table 4 Change of susceptibility of 3rd instar larvae to fenvalerate under selection by rotation with fenvalerate and sachongdan

世代 Generation	LC ₅₀ (mg/L)	回归方程 Regression equation $y = a + bx$	LC ₅₀ 的 95% 置信限 95% CL of LC ₅₀ (mg/L)	抗性倍数 Resistant ratio*	
				实测 Tested	计算机模拟 Computer modeling
亲本	184.57	6.8685 + 1.0777X	97.03~351.08	1.00	1.0
F2	1 437.29	6.2360 + 1.4672X	1 031.18~2 003.34	7.79	5.7
F3	1 532.46	6.3425 + 1.6481X	1 142.35~2 055.80	8.30	5.7
F4	1 798.28	6.1095 + 1.4890X	1 310.79~2 467.08	9.74	5.7
F5	2 772.86	5.8520 + 1.5295X	2 027.22~3 792.76	15.02	12.1
F7	4 175.77	5.3026 + 0.7978X	2 382.69~7 318.24	22.62	22.6
F8	5 292.34	5.2472 + 0.8943X	3 231.40~8 667.71	28.67	22.6

表 5 氰戊菊酯与杀虫单混用时小菜蛾 3 龄幼虫对氰戊菊酯敏感度的变化
Table 5 Change of susceptibility of 3rd instar larvae to fenvalerate under selection with mixture of fenvalerate and sachongdan

世代 Generation	LC ₅₀ (mg/L)	回归方程 Regression equation y = a + bx	LC ₅₀ 的 95% 置信限 95% CL of LC ₅₀ (mg/L)	抗性倍数 Resistant ratio*	
				实测 Tested	计算机模拟 Computer modeling
亲本	184.57	6.8685 + 1.0777X	97.03~351.08	1.00	1.0
F2	1 439.29	6.5006 + 1.7825X	1 098.09~1 886.50	7.80	3.8
F3	1 691.05	5.8215 + 1.0643X	305.29~9 366.89	9.16	7.1
F4	3 648.32	5.7357 + 1.6791X	2 729.74~4 876.01	19.77	12.7
F5	4 398.81	5.4778 + 1.3396X	3 126.59~6 188.75	23.83	21.1
F7	7 515.01	5.1032 + 0.8316X	4 274.80~13 211.24	40.72	43.2
F8	10 838.76	4.9287 + 2.0392X	8 181.95~14 358.27	58.72	54.1

表 6 氰戊菊酯与杀虫单混用或轮用时小菜蛾 3 龄幼虫对杀虫单敏感度的变化
Table 6 Change of susceptibility of 3rd instar larvae to sachongdan under selection by rotation or mixture with fenvalerate and sachongdan

处理 方式 Method	世代 Generation	LC ₅₀ (mg/L)	回归方程 Regression equation y = a + bx	LC ₅₀ 的 95% 置信限 95% CL of LC ₅₀ (mg/L)	抗性倍数 Resistant ratio*	
					实测 Tested	计算机模拟 Computer modeling
混用 Mixture	亲本	55.40	8.4974 + 1.5499X	38.81~79.08	1.00	1.0
	F5	188.91	8.4944 + 2.0272X	147.61~241.77	3.41	3.1
	F7	241.04	8.0356 + 1.8763X	184.82~314.37	4.35	4.8
	F8	341.22	7.6142 + 1.6358X	252.85~371.29	6.15	6.0
轮用 Rotation	亲本	55.40	8.4974 + 1.5499X	38.81~79.08	1.00	1.0
	F2	56.91	8.7483 + 1.7028X	32.07~123.40	1.03	1.0
	F3	60.65	10.1399 + 2.3182X	48.31~76.15	1.10	1.0
	F6	262.13	7.7530 + 1.7408X	195.44~351.58	4.73	2.2
	F7	218.96	7.4148 + 1.4550X	158.56~302.38	3.95	3.4
	F8	303.14	7.7849 + 1.8341X	232.13~395.86	5.47	5.1

(即 A、B、C、D 四种药剂依次轮用) 的要好; 在抗性基因起始频率提高或敏感个体迁入量减少的情况下, 合理混用与轮用延缓害虫抗性演化的效果基本相同。本文模拟研究结果表明, 作用机理不同的两种药剂混用和轮用, 其延缓害虫抗性演化效果的优劣问题不仅与杀虫剂的作用强度有关, 而且种群内抗性基因型个体的适合度大小和两种杀虫剂混用后的毒理效应类型对其也有重要影响。因此, 在评价轮用和混用延缓害虫抗性演化谁优谁劣的问题时, 应具体问题具体分析, 不能仅凭一己之试验而得出以偏概全的结论。

(2) 现有文献报道中, 人们普遍认为杀虫剂的轮用间隔期以 3~5 个世代为佳^[8,10,11]。因

为他们认为在这段时间里,对停用的杀虫剂具抗性的种群个体,其抗性基因频率会在抗性基因型个体适合度劣势的作用下逐步下降。如果轮用间隔期太短的话,抗性基因频率的这种下降效果就难以达到足以延缓害虫抗性演化的程度。然而,本文研究结果却表明,两种杀虫剂轮用的间隔期为1(即每种杀虫剂用一次便轮换)的效果最好。人们对轮用间隔期以3~5个世代为佳的看法建立在推测的基础上,未见模拟或试验验证。不过,对此模拟结果尚待进一步验证。

(3)室内验证试验结果表明,氰戊菊酯与杀虫单混用时,小菜蛾3龄幼虫对氰戊菊酯的抗性发展与氰戊菊酯单用时的基本相同。这种情况的出现,作者认为主要是氰戊菊酯和杀虫单的残效期不同所造成的。这一结果与计算机模拟的结果也基本相符,即两种杀虫剂作用强度不同时,它们的差异越大,抗性发展速度越快(表1)。因此,混用时必须注意这点。

参 考 文 献 (References)

- 1 唐振华,张朝远. 镶嵌式防治对抗性演化影响的论证. 昆虫学报, 1993, 36 (2): 185~189
- 2 唐振华. 昆虫抗药性及其治理. 北京: 农业出版社, 1993, 1~80
- 3 唐振华, 莫建初. 害虫抗药性模拟系统的研究进展. 见: 冷欣夫等主编. 杀虫药剂分子毒理学及昆虫抗药性. 北京: 中国农业出版社. 1996, 148~158
- 4 李松岗, 张宗炳. 杀虫剂混用方法——抗性治理的一种策略. 昆虫学报, 1990, 33 (3): 280~286
- 5 唐振华, 黎云根, 刘维德. 敌百虫和马拉硫磷混用及交替使用对淡色库蚊抗性发展影响的研究. 昆虫学研究集刊, 1982~1983, 3: 55~63
- 6 Huang H W, Smilowitz Z, Saunders M C *et al.* Field evaluation of insecticide application strategies on development of insecticide resistance by Colorado potato beetle. J. Econ. Entomol., 1994, 87 (4): 847~857
- 7 Immaraju J A, Morse J G, Hobza R F. Field evaluation of insecticide rotation and mixtures as strategies for citrus thrips resistance management in California. J. Econ. Entomol., 1990, 83: 306~314
- 8 McKenzie C L, Byford R L. Continuous, alternating, and mixed insecticides affect development of resistance in the horn fly. J. Econ. Entomol., 1993, 86 (4): 1 040~1 048
- 9 Mani G S. Evolution of resistance in the presence of two insecticides. Genetics, 1985, 109: 761~783
- 10 Georgiou G P, Lagunes A, Baker J D. Effect of insecticide rotations on evolution of resistance. In: Miyamoto J ed. IU-PAC Pesticide Chemistry. Oxford: Human Welfare and the Environment Press. 1983, 183~189
- 11 MacDonald R S, Sargeoner G A, Solomon K R *et al.* Development of resistance to permethrin and dichlorvos by the housefly following continuous and alternating insecticide use on four farms. Can. Entomol., 1983, 115: 1 555~1 561

INFLUENCE OF ROTATION AND MIXTURE TREATMENTS OF TWO PESTICIDES ON THE EVOLUTION OF PEST POPULATION RESISTANCE TO PESTICIDES

Mo Jianchu Zhuang Peijun Tang Zhenhua

(Shanghai Institute of Entomology, Academia Sinica, Shanghai 200025)

Abstract The rotation and mixture treatments of pesticides are two main strategies of pesticide application in the management of pest resistance to pesticides. The comparison of influences of the rotation and mixture treatments on the resistance evolution and the best interval period for rotation treatment of two pesticides were studied using resistance models and experiments in diamondback moth, *Plutella xylostella*, a “synthetic population” with 0.01 initial frequency of resistant individuals in laboratory. The simulating results on the computer indicated that the effect of rotation and mixture treatments on the resistance evolution was mainly depended on the intensity of action of pesticides, the fitness value of resistant genotype individuals and the mode of action of the mixture of the two pesticides. As for delaying the resistance evolution, the best effect could be gained under any circumstance if two pesticides were applied alternately at every two applications. After treatments of 8 generations, the bioassay results indicated that the resistance ratio of the 3rd instar larvae to fenvalerate by the leaf dip method was 75.87 for successive treatment with fenvalerate, 28.67 for rotation treatment of fenvalerate and methylo and 58.72 for mixture treatment of fenvalerate and methylo. These data showed that the results from the simulation of system models had a good consistency with the bioassay results from the experimental population of the diamondback moth. It suggested that this system could be used to predict the resistance development and evaluate the resistance management strategies of pest population.

Key words rotation treatment of pesticides, mixture treatment of pesticides, *Plutella xylostella*, evolution of resistance to pesticides